第 40 卷 第 1 期　　昆 虫 学 报　　Vol. 40, No. 1
1997 年 2 月　　ACTA ENTOMOLOGICA SINICA　　Feb., 1997

寄生蜂寄主选择行为研究进展*

侯照远　　严福顺

（中国科学院动物研究所　北京　100080）

寄生蜂是膜翅目昆虫中的重要类群，在自然界种类多，数量大。据文献报道全世界膜翅目昆虫大约有10万种[1]，其中许多种类与农林害虫长期保持一定的制约关系，在害虫防治中占有重要地位。由于大量使用化学农药导致害虫的抗药性增加，利用天敌昆虫来防治害虫越来越显示出其重要性和优越性。但是，直到近20年来，寄生蜂的寄生行为才受到重视，并给予了广泛的、深入的研究[2~3]。

严格地讲，寄生蜂应该称为拟寄生蜂，它与通常所说的寄生昆虫像虱子、臭虫等有明显不同，主要区别在于：1. 寄生仅仅发生在未成熟阶段，而成虫阶段营自由生活；2. 寄生期间不转移寄主；3. 个体大小与寄主相比没有高等动物及其寄生物悬殊大，有的种类甚至大于寄主；4. 一般寄主均为昆虫和其它节肢动物；5. 在寄生生活结束时，寄主往往被杀死，从某种意义上讲，寄生蜂的行为更象捕食者[3~4]。正是因为寄生蜂能够杀死寄主，才使它们成为害虫的天敌。

由于寄生蜂种类繁多，数量大，因而形态各异，不同种类的个体间差别较大。例如有的个体只有0.12mm（赤眼蜂类和缨小蜂类），有的却长达40mm（某些姬蜂类）。寄生方式也多种多样，有的寄生蜂直接将卵产到寄主体内，这种寄生方式称为内寄生（endoparasitism），有的则将卵产到寄主体外，幼虫在体外生活，称为外寄生（ectoparasitism）；根据寄主虫期不同，又可分为卵寄生，幼虫寄生和蛹寄生；根据寄主范围的大小又可以分为专一性寄生（monophagous parasitism），只寄生一种或少数几种寄主和广寄生（polyphagous parasitism），能寄生几种或多种寄主。还有一些寄生蜂专门寄生那些已被其它寄生蜂寄生的寄主，有人把这种寄生行为称为盗寄生（cleptoparasitism）或寄生在其它寄生蜂上，称为重寄生（hyperparasitism）[2~3]。

尽管寄生蜂的寄生对象和范围各不相同，寄生方式也多种多样，但是对于每一个刚羽化的雌蜂，都面临着相似的问题：必须寻找合适的产卵场所，繁延后代。这些生存本能促使它们产生一系列搜索行为。Vinson 将这些行为分成9步：栖境偏好（Habitat preference）、寄主定向（Potential host location）、寄主定位（host location）、寄主检验（host examination）、产卵器刺探（ovipositor probing）、产卵器钻入（ovipositor drilling）、产卵（oviposition）、寄主可适性（host suitability）和寄主调控（host regulation）[3~4]。本文则把寄生蜂的寄主选择行为归纳为寄主寻找行为（host searching behavior）、产卵行为（oviposition behavior）和产卵后行为（post-oviposition behavior）三个主要过程进行综述，

* 国家自然科学基金资助项目

1995-07-20收稿，1996-01-11收修改稿

而对于寄主可适性和寄主调控过程将另作专题综述。

1 寄主寻找行为

能否发现寄主是寄生蜂繁延后代的关键。在寄主寻找过程中，寄生蜂总是倾向于在一定栖息地进行搜索，然后逐步缩小搜索范围，到最后发现寄主[3]。虽然这些行为之间有交叉，没有清晰的界限，但是在每步之间，寄生蜂所利用的信号物质有所变化（图1）。

	化学信号				物理信号	
	嗅觉信号		接触感受信号		视觉及听觉信号	气候因子
	A	B	C	D	E	F
栖境偏好	●	●	·	·	●	⬤
寄主定向	⬤	●	·	·	●	●
寄主定位	●	⬤	•	•	●	·
寄主检验	•	•	●	●	•	•
产卵器钻入和刺探	·	·	●	⬤	·	·
产卵	·	·	•	⬤	·	·

图1 寄生蜂在寄主选择过程中所识别的刺激信号示意图

A，B，C，D，E，F 代表刺激信号的主要来源。A：寄主植物及食物气味；B：寄主、虫粪及附属物的气味（包括外激素）；C：来源于寄主植物叶表面及食物的非挥发物；D：来源于寄主及附属物的非挥发性成分；E：颜色、声音、寄主的运动状态、栖境的外部特征；F：温度、湿度、风、光照等。圆点大小表示所起作用的大小

促使寄生蜂搜索行为的动力主要来源于以下几个方面：1. 羽化后周围寄主的可适性发生了变化。由于寄生蜂喜欢把卵产到特定阶段的寄主上，羽化后周围的寄主已不适于产卵。2. 扩散作用。这是昆虫的一种生态策略，扩散可以避免在这一地区中种群过于密集，对于种群的生存具有重要意义。3. 寄主密度以及寄主的可利用性。如果环境中寄主密度过低，寄生蜂遇到寄主的机率则大大降低，为了找到足够的寄主，寄生蜂被迫扩大搜索范围。即使寄主的数量足够多，如果寄生蜂连续碰到已被其它寄生蜂寄生的寄主后，也会作出此处不宜产卵的判断而飞走。4. 环境的变化。主要是物理因子的变化，像温度、湿度和风等。5. 对食物的需要。寄生蜂的产卵要消耗大量能量，因此需要不断取食以补充能量消耗[3]。

以前，有人认为寄生蜂的寄主寻找行为是一个随机过程，是一种本能活动[5~6]。但是，由于寄生蜂和寄主所生活的环境非常复杂多变，而且从生态策略上讲，寄主要尽量逃避寄生蜂的攻击。这样，如果寄主寻找行为是随机的，对于生命非常短暂的寄生蜂来说是不

可能有效地繁延后代的。有的研究者则认为寄生蜂的寻找行为是受寄生蜂自身控制的，既有随机性又有规则性[7~8]。大量实验结果表明寄生蜂的行为受到多种因素的影响，例如气候、化学物质、寄主密度以及本身的生理状态等。寄生蜂每个行为的产生都是外界和内部因子共同作用于寄生蜂的结果[3,9]。

有的研究者发现寄生蜂对寄主的攻击，并不仅仅是因为寄主本身，而且还因为这些寄主生活在一个特定的环境。这种环境对于寄生蜂是合适的、理想的，并把这种现象称为栖境偏好 (habitat preference)[10]。栖境偏好也许是决定寄生蜂搜索特定栖境的主要因素。栖境偏好的形成可能是因为这一环境中的温度、湿度、光照、食物源等比较适中，寄生蜂在长期进化过程中对这种环境适应的表现[3~4,11]。

寄主的栖息地一般由多种生物群落组成，寄生蜂必须借助于那些与寄主有关的信号进一步缩小搜索范围，并最终找到寄主[4]。实验证明挥发性化学物质起着关键作用。这些挥发物一般来源于寄主的寄主植物、寄主本身、寄主的粪便和分泌物以及一些与寄主相关的有机体。有人把这些挥发性物质叫做利它素 (kairomones)[12]。其中，来源于植物的挥发性次生物质在寄主定位过程中起着非常重要的作用。一般寄生蜂能否对寄主准确定位主要取决于所利用的线索物质的可靠性和可检测性。毫无疑问，直接来自寄主的信号最可靠，能够使寄生蜂准确定位寄主。但是，这些来自寄主的信号物质大多是非挥发性的或者挥发性较小，在远距离时很难被寄生蜂检测到，即可检测性比较低。而植物气味物质具有挥发性高，成分多以及数量大等特点，能够引诱寄生蜂在较远的地方产生定向反应[13]。例如十字花科植物中所特有的烯丙基异硫氰酸酯能够引诱菜蚜茧蜂 *Diaeretiella rapae*；Powell 和 Zhang 利用"Y"型嗅觉计证实了蚜茧蜂 *Aphidius uzbekistanicus* 和 *A. ervi* 对寄主植物气味产生趋性反应[14~15]。风洞试验表明损伤的植物叶片对红足侧沟茧蜂 *Microplitis croceipes* 的引诱作用远比未损伤的叶片强烈[16]。在远距离定向过程中，来自寄主的信号物质主要是寄主的外激素，其中性信息素对寄生蜂具有明显引诱作用，例如草地粘虫 *Spodoptera frugiperda* 的性信息素能够引诱黑卵蜂 *Telenomus remus*。但蚜虫报警信息素是否对寄生蜂有引诱作用至今未得到证实[17~18]。

一旦寄生蜂进入寄主存在的小环境，就开始不停地飞行，去搜索那些与寄主的存在有直接关系的信号，如寄主分泌物、虫粪等的气味，以进一步发现寄主，这一过程叫做寄主定位 (host location)[4]。Vinson 观察到黑头折脉茧蜂 *Cardiochiles nigriceps* 在距离烟草或棉花植株2～3cm 的地方飞行，对植物进行检测。当遇到损伤叶片时，寄生蜂就降落到损伤的叶片上，并快速用触角探测受伤部位，如果是人工损伤，则很快放弃，然后飞走继续搜索。当损伤是由寄主幼虫取食所造成时，折脉茧蜂就开始在该植株上寻找寄主[19]。很明显，导致寄生蜂寻找寄主的信号来自两个方面：1. 寄主的残留物，如口腔分泌物。2. 由于被寄主损伤后，植物散发出的特殊信号。关于植物这种积极的防御策略，近年来吸引了许多研究者。Dicke 及其合作者首次发现了受棉叶螨 *Tetranychus urticae* 为害的金甲豆 *Phaseolus lunatus* 植株能释放出新的挥发性物质，这种诱导现象在棉花和玉米等植物中也得到证实。进一步的研究表明，这些诱导的挥发性次生物质大多数对害虫具有毒害作用，但却能够引诱天敌寻找寄主[8,13,20~23]。随着与寄主距离的缩小，视觉在寄主定位过程中所起的作用也逐渐增加。寄主周围的颜色和特征，寄主自身的物理特征以及寄主的运动等都

可以为寄生蜂所利用。但是对于视觉在寄主定位中所起的作用还没给予重视，这方面的报道也比较少[3,24~25]。Arthur 首先证明了埃姬蜂 *Itoplectis conquisitor* 能够根据视觉信号区分不同的小环境[26]。Wackers 等发现红足侧沟茧蜂不但能区分不同的颜色，而且能很快建立寄主和相应颜色的关系，并根据颜色定位寄主和避免搜索过的地方。最近研究表明红足侧沟茧蜂的视觉学习和嗅觉学习能够相互加强并共同影响该蜂的寄主定向过程[25]。

关于物理因子对寄生蜂搜索行为的影响，除了上面提到的气候因子和颜色外，电磁辐射和声音等也可能是寄生蜂寻找寄主的线索，但是并没有引起重视，有关的报道也较少[3]。

2　产卵行为

寄生蜂找到寄主后，并不是立即就产卵，而是先对寄主进行严格的检验、判断寄主的健康状况、发育阶段、大小是否适合或者是否已被寄生，从而避免重寄生和后代发育不良。这种检验行为对于整个种群的生存和繁延具有重要意义[2~3]。

对寄主的检验一般是通过寄生蜂的触角、视觉以及产卵器上的感受器对寄主的适合性作出判断，决定是否产卵。如果不适合，寄生蜂就放弃该寄主，重新寻找的新的寄主[3,27]。由于寄生蜂的种类和寄生对象不同，寄生蜂对寄主的检验行为也各有差异。例如，对于活动性比较强的寄主如植食性鳞翅目昆虫的幼虫，寄生蜂首先对寄主活动区域进行搜索，发现寄主后，对寄主的检验、产卵器钻入到完成产卵等一系列活动进行得比较迅速，时间非常短。对静止不动的寄主像卵和蛹等，寄生蜂的检验就非常严格，花费的时间也较长。第三种情况是对于生活在特定“容器”如虫瘿、洞、卷叶以及茧中的寄主，寄生蜂首先对这些容器进行检验，然后将产卵器钻入并刺探，决定其是否产卵[2~3]。

识别已被寄生的寄主，避免重复寄生，是一种生态策略，可以避免种内竞争。寄生蜂是通过对寄主进行标记来实现这一策略的。Salt 发现广赤眼蜂 *Trichogramma evanescens* 通过接触就能拒绝已被寄生的寄主，但如果这些寄主卵被淋洗过，该赤眼蜂则必须经过产卵器的刺探后才拒绝[28~29]。由此可见外部标记物和内部标记物都是存在的。外标记物也被称作标记外激素（marking pheromones），寄生蜂通过触角的敲打识别标记外激素[4]。据报道，标记外激素来源于寄生蜂的杜氏腺，并且具有种的特异性，其主要成分可能是一些碳氢化合物[30]。由于标记外激素的收集比较困难，关于标记外激素的成分和结构，至今报道较少[3,31]。

对于内部标记物目前尚存在争议、研究得也较少[32]。有人观察到齿唇姬蜂 *Campoetis sonorensis* 向寄主注射一种卵巢因子，能够帮助后来的寄生蜂识别已被寄生的寄主[30]。但是这种因子的成分和作用机理还不清楚。然而有一些学者则认为产卵器刺入寄主后对寄主的鉴别是因为寄主被寄生后，血淋巴蛋白成分变化而引起的[33]。Wylie 等发现内部标记物与外部标记物相反，没有种的专一性。这一现象似乎支持了后一种观点[34]。

寄生蜂的标记行为对寄生蜂种群的生存和繁延具有重要意义，主要表现为以下几点：1. 避免将卵过多地产到同一个寄主上。这样既避免了后代之间的相互竞争，又避免了由于产卵过多而引起寄主死亡。2. 节约时间。3. 促使寄生蜂在栖境中合理分布[35]。但是到目前

为止，有关寄生蜂的标记行为研究得还比较少。

对寄生蜂产卵刺激物的研究是一个非常有前途的领域，长期受到生物防治学家的重视。有些寄生蜂的寄主目前尚不能大量人工饲养，因而影响了这些寄生蜂的应用。通过使用产卵刺激剂，可以解决天敌大量饲养问题。例如，螟卵齿小蜂 *Tetrastichus schoenobii* 的寄主三化螟 *Scirpophaga incertulas* 和白螟 *Scirpophaga* spp.，棉蚜平突茧蜂 *Lysiphlebus japonica* 的寄主棉蚜 *Aphis gossypii*，目前在实验室无法大量饲养[36~38]。通过喷洒产卵刺激剂，可以扩大寄生蜂的寄主范围，甚至可以引诱寄生蜂在人工卵上产卵，这在生防中具有重要意义。寄生蜂的产卵刺激剂或利它素大多来自寄主。目前对于来源于寄主体外的刺激物研究较多。迄今为止，已鉴定出十几种这类利它素的结构，其中大多数属于幼虫和蛹的寄生天敌昆虫的利它素。对于卵寄生蜂，分离并鉴定出结构的只有5种[31]。Lewis 等发现美洲棉铃虫 *Heliothis zea* 成虫鳞毛的已烷提取物有刺激广赤眼蜂产卵的作用，后来经鉴定其中有效成分是一种22～25碳的直链烷烃，它们在寄主外表可被赤眼蜂感知[39~40]。丁德成等1981年报导了刺激螟卵齿小蜂搜索和产卵的利它素存在于寄主卵块的卵毛和雌虫的尾毛中，能被丙酮一水（1:1）溶剂提取，但不能被正已烷所抽提。进一步的研究证明这种有效成分是丝氨酸和甘氨酸[36~37]。Bin 等发现紧贴着稻绿蝽 *Nezara viridula* 卵的一层多聚粘多糖蛋白能够激发其天敌沟卵蜂 *Trissolcus basalis* 的产卵刺探行为[31]。从以上这些例子可以看出，激发不同种类寄生蜂产卵的刺激物并不相同，这可能是寄生蜂与寄主之间长期协同进化的结果。

寄生蜂对于寄主体内化学物质（包括产卵刺激剂和内部标记物）是通过产卵器上的感受器来鉴别的。但是有关报导较少，主要是因为寄主幼虫、蛹或卵内的成分非常复杂，分离和鉴定各成分比较困难，因此很难确定其活性成分[27]，自 Hagen 和 Tassan 发现赤眼蜂能在假卵中产卵后，寄主内刺激物的研究发展很快[41]。Rajendram 和 Hagen 首先测定了加州赤眼蜂 *Trichogramma californicum* 对假卵内含物某些成分的产卵反应，发现雌蜂不在蒸馏水中产卵，却能在 Grace 昆虫组织培养液和生理盐水中产卵。后来他们又进一步证实当生理盐水中加入 RNA 和水解酪蛋白后产卵效果有所提高[42~43]。但这些物质并不能完全反映卵内的化学物质和种类。Arthur 等分离了寄主血淋巴的各种成分，证实了促使埃姬蜂产卵的物质为血淋巴中的氨基酸成分，并人工配制了由丝氨酸、精氨酸、亮氨酸和氯化镁组成的溶液，产卵效果优于血淋巴[44]。根据以上研究结果，巫之馨等对松毛虫赤眼蜂 *Trichogramma dendrolimi* 的产卵刺激物做了大量细致的研究。他们证实了在20种 L 型氨基酸中，只有亮氨酸、苯丙氨酸和异亮氨酸具有促使产卵效果，最适浓度分别为200 mg/100 mL、400 mg/100 mL 和320 mg/100 mL。将三种氨基酸混合，促卵效果更最好，最佳混合比为600:400:425 mg/100 mL，赤眼蜂在这种混合溶液中的产卵量多于在蓖麻蚕血淋巴中的产卵量。各种盐类、糖类、有机酸及维生素都没有促进松毛虫赤眼蜂产卵的作用[27]。最近研究甲腹茧蜂 *Chelonus* spp. 也得到了类似结果：精氨酸、组氨酸和赖氨酸等几种碱性氨基酸能激发该茧蜂的产卵行为[45]。从上述研究结果可以看出，刺激不同种类寄生蜂产卵的寄主血淋巴成分并不相同。但是有一点是共同的，即寄主血淋巴中的氨基酸成分是主要的产卵刺激剂，而且在体内的含量比较小。除了上述化学刺激剂外，寄主的心跳节律，甚至寄主身体的运动也可能是刺激寄生蜂产卵的因素[3]。

此外，有些来源于寄主植物的化合物也具有刺激寄生蜂产卵的作用。目前对植物源产卵刺激物的研究主要集中在植食性昆虫，尤其是鳞翅目昆虫。迄今为止，已经从植物中(主要存在于叶片表面成分中)分离和鉴定出大量的产卵刺激物，例如从十字花科植物中的芥子油苷能引诱菜粉蝶产卵便是最著名的一例[46~47]。但是对寄生蜂的植物源产卵刺激物则研究较少。Holloway 曾观察到秋葵植物叶汁滴在干燥结膜后，广赤眼蜂企图在其表面上产卵；Alterei 等发现用某些杂草的水抽提物喷洒在田野中可以提高寄生蜂的寄生率。这些现象证明植物中存在刺激寄生蜂产卵的物质。但是到目前为止，分离和鉴定出结构的植物源寄生蜂产卵刺激物还不是太多[48~50]。

3　产卵后行为

目前，对寄生蜂产卵后的行为研究得比较少，许多报导仅仅是根据观察和推测。对于大多数寄生蜂，在产卵后一般都有梳理或清扫行为。例如，一些单卵寄生的寄生蜂像棉平突蚜茧蜂、印三叉蚜茧蜂 *Trioxys indicus*，在连续寄生10余头蚜虫后，休息片刻，梳理一下触角，然后再寻找新寄主去产卵。而一些多卵寄生的寄生蜂像红铃虫金小蜂 *Dibrachys cavus* 等，在产卵器刺入幼虫体壁后一次连续产卵3～5粒，产完一次卵，便抽出产卵器休息数分钟，然后刺入再产，在一个寄主上可连续产卵2～3次[2]。Lewis 等把寄生蜂的这种行为称为寻找—产卵循环 (Seeking-oviposition cycle)，并推测寄生蜂在每次产卵前梳理触角可以除去寄主物质的污染，这样有利于再次寻找寄主和产卵[51]。

有人观察到腰带长距茧蜂 *Macrocentrus cingulum* 在玉米螟上产卵后将产卵器缩回产卵鞘内，片刻后再伸出产卵[52]。上述行为对寄生蜂产卵究竟起什么作用，目前还不了解。

4　寄生行为的差异及其影响因素

尽管寄生蜂在寄主选择过程中所采用的策略十分相似，目的也相同，但是，不同种类的寄生蜂之间，像棉红铃虫金小蜂与棉平突蚜茧蜂，行为差异很大[2]。不难理解，这种种间行为差异是寄生蜂在长期进化过程中，为适应不同环境和寄主而演化形成的。有的寄主是群体生活的，有的寄主则单头活动；有的寄主食性比较广泛，有的寄主则比较窄。对寄生蜂来讲，有些种类倾向于群体生活，繁殖力较强，而且寄主范围也较广，因此，对环境的耐受力相对较高，受寄主密度变化的影响也小，有些种类的种群特征正好相反[3]。以上因素都可能导致寄生蜂行为的分化。但是，即使是相同种类的不同个体间行为变异也很大，而且这种行为变异在一定程序上阻碍了寄生蜂在生物防治中的应用。这种变异现在已引起了生物防治学家的广泛注意。导致个体间行为差异的因素很多，既有外界环境变化的影响，又有寄生蜂自身因素。在自然条件下，一个寄生蜂是否产生行为反应是多种因素共同作用的结果[9]。

4.1　外界因子

影响寄生蜂行为变化的外界因子主要包括气候条件、寄主密度、寄生蜂所生存环境的变化以及疾病因子等[3]。

前面谈到来自寄主和寄主植物的化学物质是寄生蜂寻找寄主的主要信号来源。但是，在自然状态下这些化学物质的成分包括数量和质量都是经常变化的。例如，寄主在不同发育阶段所散发的利它素不同，性信息素只在生殖期间才释放；来自寄主植物的气味物质成分变化更大，研究表明棉花植株的不同部位、不同季节、甚至在一天中的不同时间所散发的挥发性物质也不一样，而且在受到为害时，寄主植物主动释放出大量的气味物质，其中包括一些新物质。实验证明这些信号物质的变化对寄生蜂行为的影响非常大[13,16,20~22,53~56]。

气候条件也是影响寄生蜂行为的重要因素，其中主要包括温度、湿度、风、光照等。多数寄生蜂对温度和湿度的变化非常敏感，超过一定范围，寄生蜂则停止搜索行为。风不仅能影响气味物质在空气中分布和扩散，而且风速过高也能妨碍寄生蜂飞行。在田间，黑头折脉茧蜂只在强光下搜索寄主[3,11]。

疾病，特别是病毒感染，可以引起寄生蜂种群退化，使寿命缩短，死亡率增高等。Hamm 等报道，由于病毒感染，实验室饲养的红足侧沟茧蜂在羽化后2～3 d 就开始死亡，4～5 d 后则大批死亡。目前，病毒感染问题已经引起了注意，有关的报道也逐渐增多[57]。

4.2 内部因子

影响寄生蜂行为的内部因子主要包括寄生蜂的遗传物质组成、生理状态和学习行为。以前，研究者只注重外界因子对寄生蜂行为的影响，而忽视了内部因子，直到近几年才给予重视[9]。

4.2.1 基因型：即寄生蜂遗传物质的组成，是决定寄生蜂行为的根本原因。很早就有人注意到寄生蜂生来具有对某些气味反应的能力，而且不同寄生蜂所产生反应的物质以及对该物质的反应能力并不相同。实际上这种能力是由寄生蜂的基因型所决定。寄生蜂种群的数量非常大，种内不同个体间的基因型千差万别。导致这种基因多样性的主要原因是基因突变、空间隔离和自然选择的作用。例如生活在不同地区的寄生蜂，长期适应当地气候和环境，而使行为发生改变，并进一步影响了遗传物质的变化，在自然选择的作用下，成为稳定的性状遗传下来。即使在同一地区的种类，由于基因突变和减数分裂过程中染色体的交换，同种不同个体间遗传物质也不同[9,58]。

4.2.2 生理状态：生理状态主要包括寄生蜂的取食情况、交配和产卵经历以及日龄等[3,9]。研究表明饥饿对寄生蜂的搜索行为产生很大影响。Grasswitz 和 Paine 曾报道未取食的柄瘤蚜茧蜂 *Lysiphlebus testaceipes* 从发现寄主到攻击寄主所用时间明显比饱食的蚜茧蜂长。在风洞实验中红足侧沟茧蜂也表现出相似的反应；饥饿的雌蜂对寄主植物气味和与食物相关的气味反应强烈，而取食的雌蜂则对寄主气味反应强烈[59~60]。可见取食与否能够改变寄生蜂对不同气味物质的敏感性，这种反应变化是中枢神经系统和外周感受器共同改变的结果[61~63]。

寄生蜂在不同日龄阶段对刺激物的反应有明显差别。例如以欧洲松梢小卷蛾 *Phyacion-ia buoliana* 为寄主的红颈黑瘤姬蜂 *Pimpla ruficollis* 刚羽化时，松树油对其具有排斥作用，而在3～4周卵巢成熟后，松油却能引诱该蜂寻找寄主。侧沟茧蜂 *Microplitis demolitor* 在羽化后1～6 d 内对刺激气味的反应较低而且非常不稳定，羽化后7～10 d 反应强烈且稳定，而10 d 后又呈下降趋势。红足侧沟茧蜂的反应也如此[64~66]。

有关交配对寄生蜂行为影响的报道还比较少。有人观察到蚜小蜂科（Aphelinidae）的一些种类产卵行为非常有趣：在未交配时，这些寄生蜂将卵产到已被同种寄生的寄主体内，造成同种重寄生，又称自寄生（autoparasitism），其后代为雄性；在交配后则将卵产到未被寄生的寄主体内，其后代为雌性。还有一些蚜小蜂类将受精卵产到蜡蚧类寄主体内，其后代为雌蜂，而将未受精卵产到鳞翅目类寄主体内，其后代为雄蜂[3,67]。

4.2.3 经历和学习行为：为了适应如此多变的环境，寄生蜂在很大程度上是通过学习来适应这些变化的。寄生蜂的学习行为是指寄生蜂在成长过程中，由于生活经历和模仿而建立起来的新的行为活动方式[68]。近年来，研究者们逐渐认识到经历与学习对寄生蜂行为的影响以及在生物防治中的作用，对寄生蜂在各种情况下的学习行为进行了研究[69]。

Hopkins 寄主选择现象。Hopkins 在研究鳞翅目昆虫的产卵行为时发现昆虫幼虫阶段的取食经历能够影响成虫阶段的产卵行为，成虫喜欢在幼虫取食的寄主植物上产卵[70]。许多实验表明，雌性寄生蜂对寄主的选择也体现了这一原则，其中最典型的例子是在实验室内用米蛾 *Corcyra cephalonica* 为寄主饲养了7年的麦蛾小茧蜂 *Microbracon gelechiae* 对米蛾气味的反应比对它的自然寄主马铃薯块茎蛾的反应还要强烈[71]。据报道，实验室饲养的一种果蝇的寄生蜂 *Leptopilina claripes*，以发酵的苹果为饲料的果蝇为寄主，羽化后对发酵苹果的气味反应明显增加；以马铃薯上的蚜虫为寄主的菜蚜茧蜂对马铃薯叶气味的反应十分强烈；类似的现象也在其它寄生蜂中发现[15,63,72]。这种羽化前经历对成虫阶段嗅觉反应的影响也体现了 Hopkins 寄主选择原则。但是这种变化究竟是由于遗传因素引起的，还是由于脑记忆的原因，目前还不清楚。

学习行为　大量实验证明羽化后的经历和学习是寄生蜂行为变异的又一重要因素，从栖境定向到发现寄主并产卵的每个过程都不可避免地受到经历和学习的影响。即使是相同种类，不同个体间由于羽化后的经历不一样，行为差异往往很大。根据寄生蜂行为学习反应的特点可将寄生蜂学习行为分为两种情况，即非条件化学习和条件化学习[9,69]。

非条件化学习　一般指寄生蜂长时间或者重复地接受某一刺激后，在行为上表现为对该刺激逐渐适应，反应降低或对该刺激变得敏感，反应增强。这种现象在昆虫中普遍存在，Thorpe 曾观察到自然发生的仓娥姬蜂 *Nemeritis canescens* 对雪松油气味呈现忌避反应，但是随着放置时间的延长，仓娥姬蜂逐渐适应了这种难闻的气味。但是研究表明，非条件化学习对寄生蜂寄主选择行为的影响非常小，有关报道也不多[69,73]。

条件化学习　这一概念是在研究哺乳动物的神经行为反射活动时提出的，并定义为“生物对一种刺激的反应形式以对其它刺激的反应形式为条件”[74]。研究表明，通过经历和学习，寄生蜂能够将一些原先反应比较弱的刺激信号与寄主相联系，而在以后对这些刺激信号的反应明显增强，并成为寄生蜂寻找寄主的重要线索[69]。例如，寄主的运动状态、寄主植物的外部特征以及寄主周围环境的地形特征等信号，寄生蜂通过视觉，能很快将上述信号与寄主联系起来。Wackers 在研究红足侧沟茧蜂发现该寄生蜂能记住寄主周围的颜色。在风洞中，Wackers 将寄主背景分别涂成各种颜色，在经足侧沟茧蜂定向反应后将寄主与寄主气味移走，雌蜂仍然能够对这些颜色产生定向反应[25]。Tinbergen 在研究大头泥蜂 *Philanthus triangelum* 的行为时发现，雌蜂能够很快记住巢穴周围的地形特征，并以此作为寻找巢穴的标志[75]。

不同种类的寄生蜂学习能力有较大的差异，寄主范围较广的种类学习能力相应较强，而寄主比较专一的种类学习能力相对较弱[69]。Simons 等报道产卵经历能够增强三种相近的隆背瘿蜂 *Leptopilina boulardi*、*Leptopilina fimbriata* 和 *Leptopilina heterotoma* 对寄主气味物质的反应，但是这三种寄生蜂所受的影响程度并不一样。随着产卵次数的增加，寄主专一性的 *L. boulardi* 和 *L. fimbriata* 对寄主气味的反应并没有增强，而寄主范围较广的 *L. heterotoma* 对寄主的反应则明显加强[76]。对于不同的刺激信号，寄生蜂的学习程度也不一样。直接来自寄主的刺激信号所包含的信息可靠、准确，寄生蜂天生地就对这些信号反应强烈，学习潜力不大，例如刚刚羽化的赤眼蜂对寄主源的利它素，尤其是接触利它素，表现出强烈的反应[77]。相反，这些寄主源的信息素可以作为条件刺激物，加强寄生蜂的学习行为。例如，隆背瘿蜂 *L. heterotoma* 通过产卵所获得的对寄主小环境选择偏好性只能保持一天或稍长一点时间，如果重复给予刺激，这种偏好性可以保持更长时间并呈现加强趋势[78]。而来自寄主植物的信息素或寄主周围的一些物理信号，与寄主的联系不太紧密，包含的信息可靠性和准确性较低，寄生蜂对这些信号的反应较弱或者不发生反应。有过产卵经历的寄生蜂能很快将这些信号与寄主联系起来，对它们的反应能力大大提高，并成为寻找寄主的有效线索，例如上面提到的红足侧沟茧蜂对颜色的学习[25]。

寄生蜂也可以间接地获得学习经历，不需要与寄主直接接触。Drost 等曾发现在实验室条件下，以人工饲料饲养的美洲棉铃虫幼虫为寄主的红足侧沟茧蜂在风洞试验中对寄主植物气味的反应非常弱，仅有10%的寄生蜂表现出定向反应。而在试验前让这些寄生蜂的触角接触寄主水洗液后，定向反应大增[79]。

以上所谈到的学习行为都是在寄生蜂成功地发现寄主并产卵或是接触直接来源于寄主的利它素后所获得，但是在自然界中，有时寄生蜂栖境定向后并没有发现寄主或者是寄主已经不适合产卵，导致搜索行为失败。目前，关于寄生蜂搜索失败的经历对其行为的影响研究非常少，最近 Papaj 等在研究隆背瘿蜂的学习行为时发现，失败搜索经历使该寄生蜂对新的搜索小环境类型产生兴趣，但这种影响所持续的时间较短，大约1～2h，而一次成功搜索和产卵对寄生蜂行为的影响可以持续一天或更长一些[80]。

在自然界中，经历和学习对寄生蜂行为所产生的影响可能比目前我们意识到的还要大得多。对于寄主范围较广的寄生蜂，经历和学习可能更有意义。前面提到寄生蜂面临信息世界不仅成分复杂而且数量和质量都是经常变化，面对如此多变的环境，寄生蜂主要通过经历和学习来及时调整自己的行为来适应这种变化[68～69]。

5 结语

近20年来，虽然对寄生蜂行为做了大量的研究，揭示了寄生蜂行为的一些秘密以及影响因素，为充分利用寄生蜂防治害虫提供了理论基础。但是，从目前掌握的资料来看，我们对寄生蜂行为的一些关键性问题还不清楚，例如，寄生蜂的嗅觉编码问题，经历与学习影响寄生蜂行为的机制等等。我国在50、60年代曾对寄生天敌做了大量的工作，但主要是关于寄生蜂资源的调查、生物学和应用等方面，而对寄生蜂的其它行为与机理的研究则非常少[32,83～85]。70、80年代，一些科学家对松毛虫赤眼蜂的产卵行为进行了研究，并

用不含昆虫物质的假卵繁殖赤眼蜂获得成功[27,86~87]。这一成果极大地促进了松毛虫赤眼蜂的利用。近年又有一些关于赤眼蜂和茧蜂寄主选择机理的报道[88~90]。但是，与国外相比，我国在寄生蜂行为方面的研究仍很落后[83]。根据国内外研究状况以及在生物防治中的实际需要，今后应该加强以下方面的研究：

寄生蜂嗅觉编码的研究　现在一般认为化学信息素是寄生蜂寻找寄主的主要线索物质，并且各种来源的信息素按一定比例组成一个化学图谱，寄生蜂就是识别了这一图谱。这与植食性昆虫寻找寄主的过程非常相似。此外，昆虫的一些其它行为如鉴别、交配等也是识别了一些组成非常严格的化学图谱。但是，目前对这些图谱的化学组成以及昆虫对图谱的识别过程了解得非常少。对于昆虫嗅觉编码的研究需要多学科间共同协作，其中包括化学图谱成分的分析、行为试验和神经电生理反应等过程，EAG-行为试验-SCR 技术紧密结合是研究编码问题的十分有效的工具[81~82]。只有了解了昆虫的嗅觉编码过程，才能够真正控制昆虫行为，同时也是揭开昆虫与植物之间协同进化之谜的钥匙。但是嗅觉编码的意义远不止于此，由于昆虫的神经结构与行为反应比较简单，是研究神经活动规律的理想材料，对于揭开人脑的奥秘具有重要作用。

产卵刺激物和寄生蜂发育过程的研究　前面曾谈到通过喷洒产卵刺激剂，可以扩大寄生蜂的寄主范围，甚至可以引诱寄生蜂在人工卵上产卵。而了解寄生蜂的发育过程，能为人工繁殖寄生蜂提供理论基础。加强这一领域的研究对于生物防治具有十分重要意义[36~37]。

研究寄生蜂的行为变异及其影响因素，特别是研究寄生蜂学习行为，能够使我们更好地利用寄生蜂防治害虫，具有重要意义[9,69]。目前这一领域已受到应用昆虫学家的高度重视，近几年的文献报道很多，今后对寄生蜂学习行为的研究仍是一个非常吸引人的领域。随着对寄生蜂行为认识的加深，寄生蜂在害虫防治中将发挥更大的作用。

致谢　承蒙赵修复教授和何俊华教授审阅初稿，谨致衷心感谢。

参　考　文　献

1 Askew R R. Parasitic Insects. American Elsevier Press, New York, 1971

2 湖北省农业科学院植物保护研究所. 棉花害虫及其天敌图册. 武汉：湖北人民出版社，1980

3 Vinson S B. The behavior of parasitoids. In G A Kerkut & L I Gilbert eds. Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology, Vol. 9. Pergamon Press, New York, 1985

4 Vinson S B. The Chemical Ecology of the parasitoid host relationship. In W. J. Bell and R. T. Carde eds. Chemical Ecology of Insects. Chapman and Hall, London, 1984

5 Fleschner C A. Studies on searching capacity of the larvae of three predators of the citrus red mite. Hilgardia, 1950, **20**: 233～265

6 Thompson W R, Parker H L. The problem of host relations with special reference to entomophagous parasites. Parasitology, 1927, **19**: 1～34

7 Salt G. Experimental studies in insect parasitism. Ⅰ. Superparasitism. Proc. Roy. Lond., Ser. B, 1934, **114**: 455～476

8 Tumlinson J H, Lewis W J, Vet L E M. How parasitic wasps find their hosts. Scientific American, 1993, **266**: 100

～106

9 Lewis W J, Vet L E M, Tumlinson J H *et al*. Variation in parasitoid foraging behavior: Essential element of a sound biological control theory. Environ. Ent., 1990, **19**: 1 183～1 193

10 Orphanides G M, Gonzales D. Effects of adhesive materials and host location on parasitization by uniparental race of *Trichogramma pretiosum*. J. Econ. Ent., 1970, **63**: 1 891～1 898

11 Vinson S B. Biochemical coevolution between parasitoids and their hosts. In: Price P W eds. Evolutionary strategies of parasitic insects and mites, 1975

12 Nordlund D A. Semiochemicals: a review of the terminology. In Nordlund, D. A., Jones, R. L. and Lewis, W. J. eds. Semiochemicals their role in pest control. John Wiley, New Youk, 1981

13 Turling T C J, Tumlinson J H, Lewis W J. Exploitation of herbivor-induced plant odors by hostseeking parasitic wasps. Science, 1990, **250**: 1 251～1 253

14 Powell W, Zhang Z. The reaction of two cereal aphid parasitoids *Aphidius: uzbekistanicus* and *A. ervi* to host aphids and their food plants. Physiol. Ent., 1983, **8**: 439～443

15 Read D P, Peeny P P, Root R T. Habitat selection by aphid parasite *Diaeretiella rapae* (Hymenoptera: Braconidae) and hyperparasite *Charips brassicae* (Hymenoptera: Cynipidae). Can. Entomol., 1970, **102**: 1 567～1 578

16 Whitman D W, Eller F J. Parasitic wasps orient to green leaf volatiles, Chemoecology, 1990, **1**: 69～75

17 Nakamuta K. Aphid alarm pheromone component, E-β-farnesne and local search by a predatory lady beetle, *Coccinella septempunctata bruckii* Mulsant (Coleoptera: Cocinelidae). Appl. Ent. Zool., 1991, **26**: 1～7

18 Nordlund D A, Lewis W J, Gueldner J. Kairomones and their use for management of entomophagous insects: XⅣ. response of *Telenomus remus* to abdominal tips of *Spodoptera frugiperda*. (Z) -9-tetradecene-1-ol acetate and (Z) -9-tetradecene-1-ol. J. Chem. Ecol., 1983, **9**: 695～720

19 Vinson S B, Barfield C B and Henson R D. Oviposition behavior of *Bracon mellitor*, a parasitoid of the boll weevil (*Anthonomus grandis*). Ⅰ. Assosiative learning. Physiol. Ent. 1977, **2**: 157～164

20 Dicke M. Infochemicals in tritrophoc interactions. ph. D dissertation, Wageningen Agricultural University, the Netherland, 1988

21 Lewis W J, Takasu Keiji. Use of learned odors by a parasitic wasp in accordance with host and food needs. Nature, 1990, **348**: 635～636

22 McCall P J, Turlings C J, Loughrin J *et al*. Herbivore-induced volatile emissions from cotton *Gossypium hirsutum* seedings. J. Chem. Ecol., 1994, **20**: 3 039～3 050

23 Hildebrand D F, Brown G C, Jackson D M *et al*. Effects of some leaf-emitted volatile compounds on aphid population increase. J. Chem. Ecol., 1993, **19**: 1 875～1 887

24 McAuslane H J, Vinson S B, Williams H J. Stimuli influencing host microhabitat location in parasitoid *Campoletis sonorensis*. Ent. exp. appl. 1991, **58**: 267～277

25 Wackers F L, Lewis W J. Olfactory and visual learning and their combined influence on host site location by the parasitoid *Microplitis croceipes* (Cressono). Biol. Control, 1994, **4**: 105～112

26 Arthur A P. Influences of position and size of host on host searching by *Itoplectus conquisitor*. Can. Ent, 1967, **99**: 877～886

27 巫之馨，钦俊德.松毛虫赤眼蜂对假卵不同内含物的产卵反应.昆虫学报，1982，**25** (4)：363～372

28 Salt G. Experimental studies in insect parasitism Ⅱ. Host selection. Proc. Roy. Soc. Londen, Ser. B. 1935, **117**: 413～415

29 Salt G. Experimental studies in insect parasitism V. The sense used by *Trichogramma* to distinguish between parasitized hosts. Host selection. Proc. Roy. Soc (B). 1937, **122**: 57～75

30 Guillot F S, Vinson S B. Sources of substances which elicit a behavioral response from the insect parasitoid *Campoletis perdistinctus*. Nature (London), 1972, **235**: 169～170

31 Bin F, Vinson S B, Strand MR *et al*. Source of an egg kairomone for *Trissolcus basalis*, a parasitoid of *Nezara viridula*. Physiol. Ent. 1993, **18**: 7～15

32 黄寿山，解庆镔，戴志一. 赤眼蜂寄主选择及其机理研究（Ⅱ）. 生理生化机制分析. 昆虫天敌，1995，**17**：106～108

33 Fisher R C, Ganesalingam V K. Changes in the composition of host haemolymph after attack by an insect parasitoid. Nature (London), 1970, **227**: 191～192.

34 Wylie H G. Oviposition restraint of *Muscidifurax zaraptor* (Hymenoptera: Pteromalidae) on parasitized housefly pupae. Can. Ent., 1971, **103**: 1537～1544

35 Van Lenteren J C. Host discrimination by parasitoids. In Nordlund D A, Jones RL, Lewis WJ eds. Semiochemicals their role in pest control. John Wiley, New York, 1981

36 丁德诚，邱鸿贵，杜家纬等. 螟卵齿小蜂产卵利它素的研究：存在部位和抽提. 昆虫学报，1981，**24**：262～267

37 杜家纬，符文俊，丁德诚等. 螟卵齿小蜂产卵行为利它素的分离和化学结构鉴定. 科学通报，1981，**18**：1 132～1 134

38 张广学，钟铁森. 中国经济昆虫志（二十五），同翅目：蚜虫类（一）。北京：科学出版社，1983

39 Lewis J W, Jones R L. Substance that stimulates host seeking by *Microplitis croceipes*, a parasite of *Heliothis* species. Ann. Ent. Soc. Amer., 1971, **64**: 471～473

40 Lewis W J, Jones R L, Sparks A N. A host-seeking stimulant for the egg parasite *Trichogramma evanescens*: Its source and a demonstration of it's laboratory and field activity. Ann. Ent. Soc. Amer., 1972, **65**: 1087～1089

41 Hagen K S, Tassan R L. A method of providing artificial diets to Chrysopa larvae. J. Econ. Ent. 1965, **58**: 999～1 000

42 Rajendram G F, Hagen K S. *Trichogramma* oviposition into artificial substrates. Environ. Ent., 1974, **3**:399～401

43 Rajendram G F. Some factors affecting oviposition of *Trichogramma californicum* in artificial media. Can. Ent., 1978, **110**: 345～352

44 Arthur A P, Hegdekar B M, Rollons C. Component of the host hemolymph that induces oviposition in a parasitic insect. *Nature* (Loud), 1969, **223**: 966～967

45 Kainoh Y, Brown J J. Amino acids as oviposition stimulants for the egg-larval parasitoid, *Chelonus* sp. near *curvimaculatus* (Hymenoptra: Braconidae). J. Bio. Control, 1994, **4**: 22～25

46 Renwick J A, Chew F S. Oviposition behavior in Lepidoptera. Ann. Rev. Ent., 1994, **39**: 377～400

47 Schoonhoven L M. Chemoreception of mustard oil glucosides in larvae of *pieris brassicae*. Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Ser. 3, 1967, **70**: 556～568

48 Altieri M, Lewis W J, Nordlund D A *et al*. Chemical interactions between plants and *Trichogramma* sp. wasp in Georgia soybean fields. Protect. Ent., 1981, **93**: 655～660

49 Holloway T E. An experiment on the oviposition of a hymenopterous parasite. Ent. News, 1912, **23**: 329～330

50 Schoonhoven L M. Chemosensory basis of host plant selection. Ann. Rev. Ent., 1968, **13**: 115～136

51 Lewis W J, Jones R L, Nordlund D A *et al*. Kairomones and their use for management of entomophagous insects: Ⅰ. Mechanisms causing increase in rate of parasitization by *Trichogramma* spp. J. Chem. Ecol., 1975, **1**: 349～360

52 Parkers H L. *Macrocentrus gifuensis* Ashmead, a polyembryonic baconid parasite in the European corn borer. US Dept. Agric. Tech. Bull. 1931, **230**: 1～63

53 Chang J F, Benedict J H, Payne T L et al. Volatile monoterpenes collected from the air surroundinig flower buds of seven cotton genotypes. Crop Sciences, 1988, **28**: 685～688

54 Elzen G W, Williams H J, Bell A A *et al*. Quantification of volatile terpenes of glanded and glandless *Gossypium hirsutum* L. cultivars and lines by Gas chromatography. J. Agric. Food Chem, 1985, **33**: 1 079～1 082

55 Hedin P A. Seasonal variation in the emmission of volatiles by cotton plantsin the field. Environ. Ent., 1976, **5**: 1 234～1 238

56 Thompson A C, Baker D N, Gueldner R C, *et al*. Identification and quantitative analysis of the volatile substances emitted by maturing cotton in the field. Plant Physiol., 1971, **48**: 50~52

57 Hamm J J, Styer E L, Lewis W J. Three viruses found in the braconid parasitoid *Microplitis croceipes* and their implication in biological control programs. J. Biol. Control, 1992, **2**: 329~336

58 Hall J C. Genetic Analysis of Behavior in Insect. In G. A. Kerkut & L. I. Gilbert eds. Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology, Vol. 9. Pergamon Press, New York, 1985

59 Grasswitz T R, Paine T D. Influnce of physiological state and experience on the responsiveness of *Lysiphlebus testaceipes* (Cression) (Hymenoptera: Aphidiidae) to aphid honeydew and to host plants. J. Insect Behavior, 1993, **6**: 511~529

60 Takasu Keiji, Lewis W J. Host-and food-foraging of the parasitoid *Microplitis croceipes*: learning and physiological state effects. Biol. Control, 1993, **3**: 70~74

61 Den Otter C J, Tchicaya T, Schutte A M. Effects of age, sex and hunger on the antennal olfactory sensitivity of tsetse flies. Physiol. Ent., 1991, **16**: 173~182

62 Hou Zhaoyuan, Yan Fushun, Chen Xiong. Influence of physiological states and experience on the electroantennogram responses of *Lysiphlebia japonica* to cotton plant odors and aphid pheromones. J. Chem. Ecol., 1995, (in submission)

63 Vet L E M, de Jong R, Van Giessen W A *et al*. A learning related variation in electroantennogram responses of a parasitic wasp. Physiol. Ent., 1990, **15**: 243~247

64 Drost Y C, Lewis W J, Tumlinson J H. Beneficial arthropod behavior mediated by airborne semiochemicals. V. Influence of rearing method, host plant, and adult experience on host-searching behavior of *Microplitis croceipes* Cresson, a larval parasitoid of *heliothis*. J. Chem. Ecol. 1988, **14**: 1 607~1 616

65 Herard F, Keller M A, Lewis W J et al. Beneficial arthropod behavior mediated by airborne semiochemicals. Ⅳ. Influence of host diet on host oriented flight chamber respoinses of *Microplitis demolitor* Wilkinson. J. Chem. Eco., 1988, **14**: 1 597~1 606

66 Thorpe W H, Caudle H B. A study of the olfactory responses of insect parassites to the food plant of their host. Parasitology, 1938, **30**: 523~528

67 Flanders S E. Differential host relations of the sexes in parasitic hymenoptera. Ent. Ext. appl., 1959, **2**: 125~142

68 Papaj D A, Prokopy R J. Ecological and evolutionary aspects of learning in phytophagous insects. Ann. Rev. Ent., 1989, **34**: 315~350

69 Vet L E M, Groenewold A W. Semiochemicals and Learning in parasitoids. J. Chem. Ecol., 1990, **16**: 3 119~3 135

70 Hopkins A D. (Discussion of C. G. Hewitt's paper on insect behavior). J. Econ. Ent., 1917, **10**: 92~93

71 Narayanan E S, Subba Rao B R. Studies in insect parasitism Ⅰ~Ⅲ: The effect of different hosts on the physiology. on the development and behavior and on the sex ratio of *Microbracon gelechiae*. Beitr. Ent., 1955, **5**: 36~60

72 Hou Zhaoyuan, Yan Fushun. Electroantennogram responses of *Lysiphlebia japonica* to some cotton plant volatiles and aphid pheromones. Entomologia Sinica, 1995, **2**: 253~264

73 Thorpe W H. Further experiments on olfactory conditioning in a parasitic insect. The nature of the conditioning process. Proc. R. Soc. Lond. B., 1938, **126**: 370~397

74 Hansell M. Ethology. In Kerkut G A & Gilbert L I eds. Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology, Vol. 9. Pergamon Press, New York, 1985

75 Tinbergen N. On the orientation of the digger wasp *Philanthus triangulum*. In The Animal in its World: Explorations of an Ethologist, 1932~1972. Allen and Unwin, London, 1972

76 Poolman Simons M T T, Suverkropp B P, Vet L E M *et al*. Comparison of learning in related generalist and specialist eucoilid parasitoids. Ent. exp. appl., 1992, **64**: 117~124

77 Thompson M S, Stinner R E. The scale response of *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae): variation

among species in host specificity and the effect of conditioning. Entomophaga, 1990, **35**: 7～21

78 Papaj D A, Vet L E M. Odor learning and foraging success in the parasitoid *Leptopilina heterotoma*. J. Chem. Ecol., 1990, **16**: 3137～3150

79 Drost Y C, Lewis W J, Zanen P *et al*. Beneficial arthropod behavior mediated by airborne semiochemicals. I. Flight behavior and influence of pre-flight handling of *Microplitis croceipes*. J. Chem. Ecol., 1986, **12**: 1 247～1 262

80 Papaj D R, Snellen H, Swaans K et al. Unrewarding experiences and their effect on foraging in the parasitic wasp *Leptopilina heterotoma* (Hymenoptera: Eucoilidae). J. Insect Behavior, 1994, **7**: 465～481

81 Smith B H, Gets W M. Nonpheromonal olfactory processing in insects. Ann. Rev. Ent., 1994, **39**: 351～375

82 Visser J H, de Jong R. Olfactory coding in the perception of semiochemicals. J. Chem. Ecol., 1988, **14**: 2 005～2 018

83 尚玉昌. 中国行为生态学发展战略研究. 见：中国生态学发展战略研究（第一集）. 马世骏主编，1991

84 祝汝佐. 松毛虫卵寄生蜂的生物学考查及其利用. 昆虫学报，1955，**5**：373～392

85 何俊华. 寄生蜂怎样寻找寄主. 昆虫知识，1980，**17**：83～85

86 陆文卿，郎 所. 赤眼蜂的产卵行为. 昆虫学报，1979，**22**：361～363

87 刘文惠，巫之馨. 以不含昆虫物质的人饲料培育赤眼蜂工作进展. 昆虫学报，1982，**25**：160～163

88 黄寿山，戴志一，吴达璋. 赤眼蜂寄主选择及其机理研究（I）. 赤眼蜂对寄主的选择行为及机理分析. 昆虫天敌，1995，**17**：13～17

89 邱中良，周建中，黄 娟等. 松毛虫赤眼蜂雄蜂寄主栖息地定向行为的研究. 昆虫天敌，1995，**17**：1～6

90 邱鸿贵，何丽芬，沈伯钧等. 螟长距茧蜂对植物挥发物质的行为反应. 昆虫学报，1989，**32**（2）：129～135

PROGRESS IN THE STUDY ON HOST SELECTION BEHAVIORS OF PARASTIC WASPS

Hou Zhaoyuan Yan Fushun

(*Institute of Zoology, Academia Sinica Beijing* 100080)

Abstract Host selection behaviors of parasitic wasps are a comoplex and hierarchy process, which includes habitat preference, potential host location and host location. In the field, whether a parasitic wasp successfully finds its host or not is determined by many facors such as climatic conditions, host density, chemical environment, physiological states and expriences.

This paper surveys the recent progress in the study on host selection behaviors of parasitic wasps. The following aspects are included: 1. host searching, oviposition and post-oviposition behaviors of the parasitoids and the cues employed, and 2. behavioral variations of the wasps and associated factors including genotype, physiological states, experiences and learning. Prospective application of parasitic wasps in pest insect control is discussed.

Key words host selection behavior, parasitic wasp, physiological state, experience and learning